AMAZONIANA	VIII	1	111 – 128	Kiel, September 1983

Überschwemmungsgebiete im peruanischen Amazonasgebiet als Faunenquelle für Agrargebiete *)

von

Werner Hanagarth

Instituto de Ecología, La Paz, Bolivien

1. Einleitung

In der vorliegenden Arbeit wird die Entstehung neuer Agrozönosen bzw. Teile von ihnen auf Arealen ursprünglicher Naturbiotope untersucht. Die heutzutage sich im Amazonasgebiet ausbreitenden Agrarzonen stellen in ihrer Ausdehnung neue, bisher noch nicht vorhanden gewesene Lebensstätten dar, die sich in ihrer Funktion und Struktur erst noch entwickeln müssen.

Überschwemmungsgebiete sind neben dem Primärwald mögliche Faunenquellen für diese anthropogenen Lebensstätten.

Erste Arbeiten, die sich mit der Bodenfauna des Kulturlandes der tropischen Regenwälder befaßten, wurden von STRICKLAND (1945) auf Trinidad und von VAN DER DRIFT (1963) in Surinam durchgeführt. BECK (1963) und WINTER (1963) berücksichtigten stichprobenweise die Oribatiden- bzw. Collembolenfauna tropischer Kulturländer in Peru. HOWDEN und NEALIS (1975) bearbeiteten die Scarabäidenfauna von Viehweiden und Wald in Kolumbien. In Afrika untersuchte LASEBIKAN (1975) die Auswirkung des Rodens auf die Mikroarthropodenfauna im nigerianischen Regenwald. TERBORGH und WESKE (1969) gingen dem Kolonisationsverhalten von Vögeln im peruanischen Amazonasgebiet nach.

Außer in dieser letztgenannten Arbeit wurden die Überschwemmungsgebiete als mögliche Faunenquelle nicht in Betracht gezogen. Dies soll nun in dieser Arbeit behandelt werden.

*) Auszug aus einer Dissertation des Fachbereiches Biologie der Universität Hamburg.

0065-6755 / 1983 / 111 / © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

2. Material und Methoden

Die Untersuchungen beschränkten sich im wesentlichen auf relativ häufige Tiergruppen der Makroarthropodenfauna, unter denen epigäische Arthropoden zweier Bewegungstypen ausgewählt wurden:

a) Flugfähige Arthropoden, von denen besonders die Carabiden incl. Cicindeliden, Staphyliniden, Elateriden und Gelastocoriden (Heteroptera) herangezogen wurden.

b) Flugunfähige Arthropoden, bei denen es sich besonders um Isopoden und Diplopoden handelt. Sie wurden, soweit es nach der bisherigen Artbestimmung bzw. Artdifferenzierung möglich war, untersucht.

Die Aktivität der Bodenoberflächenfauna wurde mit Barberfallen erfaßt. Dazu wurden Joghurtbecher mit der lichten Weite von 6.8 cm zu zwei Drittel mit 4 % Formol und Detergenz gefüllt und mit einem 15 cm breitem Plastikdach als Regenschutz überdeckt. An jedem Standort wurden 7 - 13 Barberfallen aufgestellt, die in Abständen von 14 Tagen gewechselt wurden. Die Vor- und Nachteile dieser Fangmethode sind hinreichend bekannt (SKUHRAVY 1970; ADIS und KRAMER 1975; ADIS 1979). Parallel dazu wurden Exhaustorproben und manuelle Aufsammlungen nach der Quadratmethode durchgeführt. Hierfür wurden zwei verschiedene Meßquadratgrößen benutzt. Mit Meßquadraten von 33 x 33 cm wurden Arten unter 3.5 mm Körperlänge ausgelesen und aus mehreren Proben ihre durchschnittliche Besiedlungsdichte berechnet. Große Arten wurden mit Meßquadraten von 1 m^2 erfaßt. Nur so war es möglich, hinreichend genaue Besiedlungsdichten sowohl für kleine als auch für große Arten zu erhalten.

Zur Berechnung der Übereinstimmung der Carabidenbestände verschiedener Untersuchungsgebiete wurde die Artidentität nach dem "Index of Similarity" nach MOUNTFORD (1962) berechnet. Weitere zönologische Untersuchungsmethoden sind bei HANAGARTH (1981) erläutert.

3. Beschreibung der Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungsgebiete liegen im tropischen Tieflandregenwald von Peru und befinden sich nach HUECK (1966) im Bereich der "andennahen Hyläa". Die Hauptuntersuchungen wurden in der Umgebung der Forschungsstation "Panguana" am Rio Yuyapichis (9 ° 37' s. Br./74 ° 56' w. L.) rund 150 km südlich von Pucallpa durchgeführt. Das Gebiet liegt rund 260 m ü. M. und ca. 100 km östlich der andinen Vorberge.

Vergleichende Untersuchungen wurden bei Pucallpa am Rio Ucayali und bei Puerto Inca am Rio Pachitea vorgenommen.

Der südwestliche andennahe Teil des Amazonasgebietes liegt nach REINKE (1962) im Bereich des Amwi-Klimas mit einer mittleren Temperatur von mehr als 25 °C und Jahresniederschlägen von über 2200 mm.

Der Rio Yuyapichis ist ein typischer Fluß des Andenvorlandes, der an seinem Unterlauf 40 - 50 m breit ist und dessen Quellgebiet sich im Bereich des "Elfinforest" in ca. 2000 m Höhe befindet. Die Wasserführung kann kurzfristig sehr stark schwanken, was den Charakter dieses Flusses und seiner Uferzonen bestimmt. In Abb. 1 ist ein Schema seiner wichtigsten Uferzonen dargestellt.

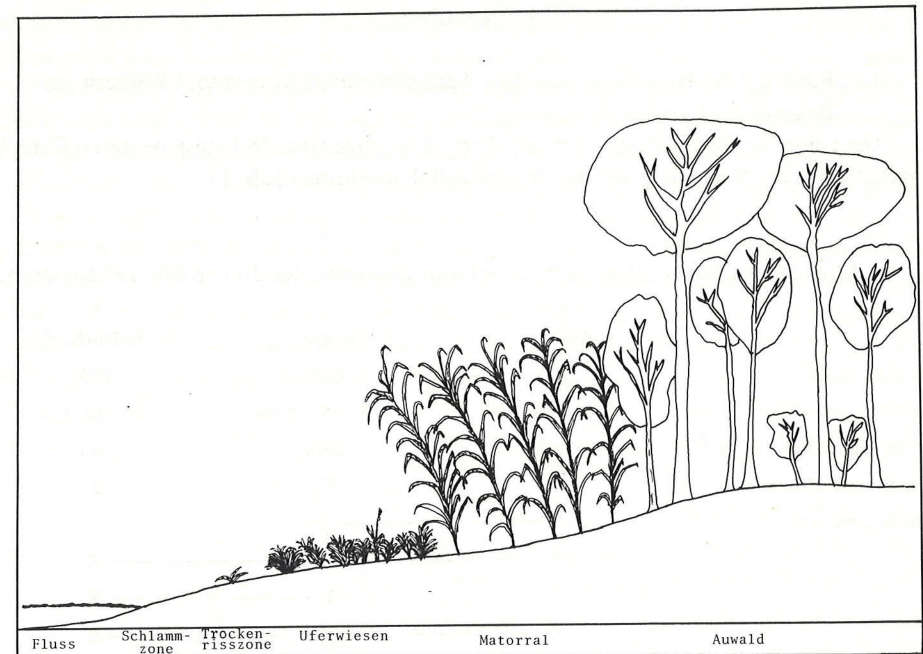


Abb. 1:
Schematische Darstellung der wichtigsten Vegetationszonen am Río Yuyapichis

Die Überschwemmungswälder sind die höchstgelegenen Uferstandorte mit relativ häufigen, mehrere Stunden oder Tage andauernden Hochwassern. Es sind hartholzreiche Feuchttropen-Auenwälder (ELLENBERG 1973), an die sich zum Ufer hin die Weichholzaue anschließt. Die zum Ufer hin folgende waldfreie "Litoraea" (TISCHLER 1955, 1958) gliedert sich im wesentlichen in Kraut- und Strauchbestände, auch Matorrales genannt, in Uferwiesen, Trockenriß- und Schlammzone. Die letzten drei genannten unterliegen durch Wassererosion und Sedimentation den stärksten Veränderungen. In diesen Zonen befinden sich Sonderstandorte wie Geröll- und Quarzsandflächen.

Standorte mit besonderer Vegetationsstruktur bilden auch die Matorrales der Altwasserarme oder Cochas des Rio Yuyapichis. Eine eingehendere Behandlung des Untersuchungsgebietes sowie des Mikroklimas wird bei HANAGARTH (1981) durchgeführt. Die Untersuchungen der Agrarflächen konzentrieren sich auf die Entwicklung der Fauna auf frisch gerodeten und alten Maniokfeldern, auf Viehweiden und Bananenplantagen der Terra firme. Es sind die wichtigsten Pflanzenkulturen in der Region. Während wir im Yuyapichis-Pachiteá-Gebiet relativ junge, kleine Flächen mit angrenzendem Primärwald haben, sind diejenigen bei Pto. Inca von Sekundärwald umgeben. Im Umland von Pucallpa finden sich Gras- und Buschbestände, in die die Pflanzungen eingestreut liegen.

4. Ergebnisse

4.1. Faunistische Beziehung zwischen Agrargebieten, Litoraea und Wäldern am Beispiel der Carabiden

Der folgende Vergleich der Artenspektren von insgesamt 283 ausgewerteten Carabidenarten zeigt die Verteilung auf die drei Hauptlebensräume (Tab. 1).

Tab. 1: Artenzahl und Anzahl gemeinsamer Carabidenarten der drei großen Lebensräume

	Wälder	Litoraea	Kulturland
Abs. Artenzahl	103	165	112
Arten nur jeweils in:	61 (59, 2 %)	85 (51, 5 %)	36 (32, 1 %)
Besiedlungsdichte Ind./m^2	19,2	56,8	14,0
Besiedlungsdichte Ind./m^2	4,9	15,7	2,4
Gemeinsame Arten:	X —— (11) ——	X	
	X ——	(12) ——	X
		X —— (64) ——	X
	X ——	X (14) ——	X

Die meisten Arten wurden in der Litoraea gefunden, die wenigsten in den Wäldern. Rund 57 % (= 64 Arten) der im Kulturland erfaßten Carabiden konnte man auch in der Litoraea antreffen. Dagegen haben die Wälder und die Agrargebiete nur 12 (= 10,8 %) gemeinsame Arten. Davon sind nur 9 entweder zufällig als Überlebende des Brandrodens oder nur unter mikroklimatisch ausgeglichenen Bedingungen bzw. als Irrgäste anzutreffen. Nur 3 Selenophorus-Arten können als häufigere "waldpräferente general species"*) im Kulturland gelten, was noch nicht einmal 3 % aller im Kulturland angetroffenen Carabidenarten entspricht. Für die Waldarten bedeutet der Waldrand an einem nicht allzu sehr bewachsenem Feld eine deutliche Aktivitätsgrenze (HANAGARTH 1981).

In den Wäldern und in der Litoraea ist der Anteil der ausschließlich an diesen Standorten vorkommenden Arten mit jeweils 50 % höher als im Kulturland mit 32 %. Die meisten nicht auf ein Gebiet beschränkten Arten besitzen jedoch Standortpräferenzen. Die Herkunft der 36 (= 32 %) nur im Kulturland gefangenen Carabidenarten ist unsicher. Es sind meist Einzelfunde mit wenigen Ausnahmen, die individuenreich im Kulturland auftreten. Nach der Verbreitung ihrer Gattungen liegt die Annahme nahe, daß es eigentliche Arten der Litoraea sind, deren Standortansprüche dort jedoch nur selten so optimal zu sein scheinen wie in den Agrargebieten. Daß sie aus Savannenbiomen oder anderen außeramazonischen Gebieten eingeschleppt wurden oder einwanderten, ist zumindest im Yuyapichis-Pachitea-Gebiet unwahrscheinlich. Die faunistischen Beziehungen zwischen Litoraea und Agrarland sind rund 5,8 mal höher als zwischen Kulturland und Wäldern.

---

*) Unter "general species" versteht man hier Arten, die in der Naturlandschaft sowohl in Wäldern als auch in waldfreien Lebensstätten vorkommen.

4.2. Artidentität der Carabidenbestände einzelner Standorte

Das in Abb. 2 dargestellte Dendrogramm der Artidentität verdeutlicht die faunistischen Beziehungen zwischen den Kulturländern und den Litoraeagebieten. Hierbei bilden die Agrargebiete im Vergleich zu den Litoraeastandorten weitgehend eine Einheit, wobei jedoch die Kraut-Strauch-Bestände (Caña-brava- und Kudzu-Matorral) in den Kulturlandkomplex einbezogen sind. Sie sind nach den vorliegenden Befunden von allen Naturbiotopen den untersuchten Kulturländern am ähnlichsten und als Hauptfaunenquelle zu betrachten, wogegen die häufig überfluteten Uferzonen viele Feuchtigkeit beanspruchenden Arten beherbergen, von denen nur wenige zu einer kurzfristigen Kolonisation fähig sind. Die Carabidenfauna des trockeneren Caña-brava-Matorrals besitzt mehr Arten, die Agrargebiete besiedeln, als der feuchtere Kudzu-Bestand. Es sind im wesentlichen solche mit relativ hoher oder sehr hoher Austrocknungsresistenz (HANAGARTH 1981). Der Altwasser-(Cocha)-Matorral, die Geröll- und Quarzsandflächen sind durch spezielle Arten gekennzeichnet, die nicht fähig zu sein scheinen, Kulturland zu besiedeln.

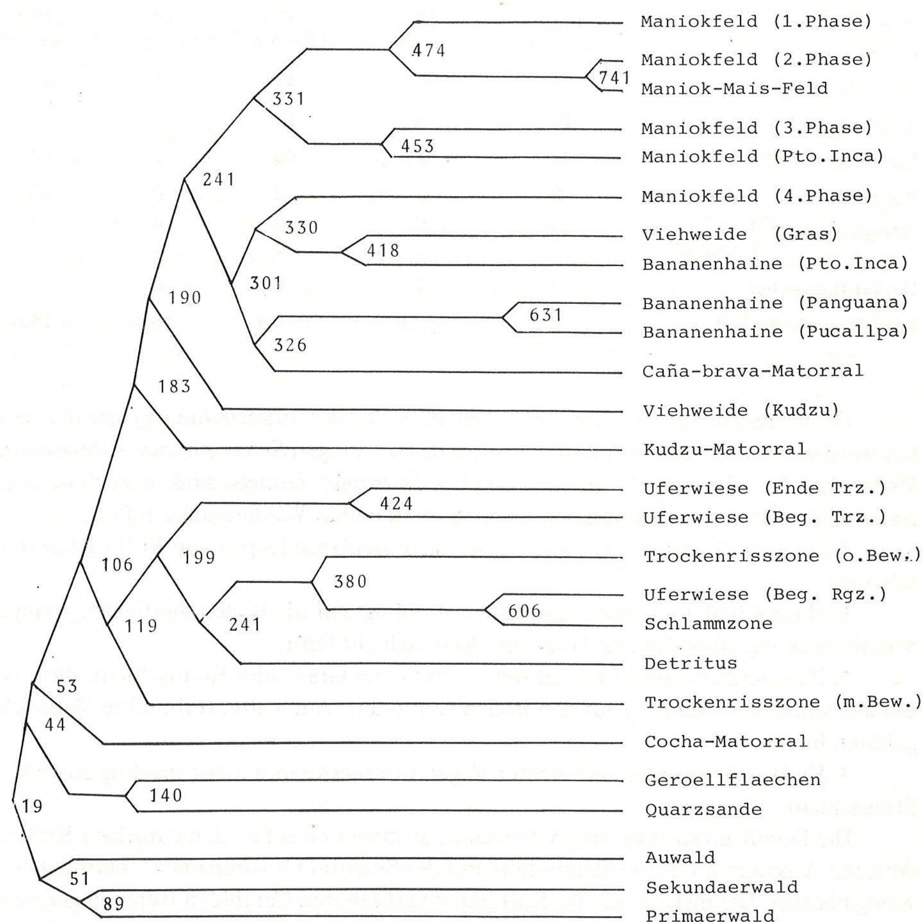


Abb. 2:
Artidentität der Carabidenfauna verschiedener Wald- Litoraea- und Kulturlandstandorte. (Berechnung nach MOUNTFORD 1962)

Ende Trz. = Ende der Trockenzeit
Beg. Trz. = Beginn der Trockenzeit
Beg. Rgz. = Beginn der Regenzeit
o. Bew. = ohne Bewuchs
m. Bew. = mit Bewuchs

Die Artbestände aller Waldbiotope zeigen nur eine außerordentlich geringe Identität zu den waldfreien Lebensräumen. Als Faunenquelle für Carabiden des Kulturlandes haben die Wälder also keine Bedeutung. Dies geht auch deutlich aus der Artenzusammensetzung der Carabidenbestände einzelner Kulturländer und ihrem Vorkommen in Naturbiotopen hervor (Tab. 2).

Tab. 2: Artenzusammensetzung der Carabidenfauna der Kulturländer und ihr Vorkommen in Naturbiotopen.

	Maniok-felder	Bananen-haine	Kudzu-Viehweide	Gras-Viehweide	Kulturland insgesamt
Anzahl der Probenstellen	28	12	4	6	50
Pr.-Fläche (m^2)	145,0	54,0	31,6	19,0	249,6
Exhaust.-Pr. = m^2	112 = 12,4	52 = 5,8	26 = 2,9	21 = 2,3	211 = 23,4
Abs. Artenzahl	75	–	44	31	112
Arten nur in Kulturland	13	8	15	3	36
Litoraeaarten	41	21	26	22	64
Waldarten	10	0	2	0	12
"General spec." "Wald"	3	0	0	0	3
"General spec." "Litoraea"	1	2	2	2	2
Herkunft unsicher	2	1	0	0	3
Besiedlungsdichte Ind./m^2	12,5	20,8	6,9	16,0	14,0

Die wichtigsten Arten, die in mindestens 50 % aller untersuchten Felder nachgewiesen werden konnten, sind zumeist Vertreter der Gattungen *Selenophorus, Athrostictus, Meotachys, Polyderis, Amblygnathus* und *Gynandropus*. Zumeist sind sie auch in den Matorrales und in Uferwiesen häufig, jedoch in keinem Fall in Wäldern anzutreffen.

Anhand der Carabidenbestände lassen sich drei Grundtypen von Kulturländern unterscheiden:

1. Maniokfelder mit hoher Sonneneinstrahlung auf die Bodenoberfläche, geringer Streubedeckung, über der eine Gras- und Krautschicht fehlt.

2. Bananenhaine und Grasviehweiden mit einer Gras- oder Krautschicht, die eine direkte Sonneneinstrahlung auf den Boden verhindert. Auch alte, verbuschte Maniokfelder gehören hierzu.

3. Kudzu-Viehweiden mit dichter Vegetationsdecke und meist mächtig ausgebildeter Streuschicht.

Die Dominanzstruktur der Artbestände stimmen zwischen den einzelnen Kulturländern mit Ausnahme weniger Bembidiini und des Scaritini *Oxydrepanus* ? *brasiliensis* nur wenig überein. Die meisten der im Kulturland verbreiteten Carabiden treten in geringer Besiedlungsdichte unter 1 Ind./Artx m^2 auf, sehr viele sogar weit unter 0.1 Ind./Artx m^2. Nur bei den kleinen Carabiden liegen sie zwischen 1 - 4 Ind. Die häufigsten Arten sind ausgesprochen euryoek.

4.3. Auswirkung von Brandrodung des Waldes und anschließendem Maniokanbau auf die epigäische Fauna.

Das Abholzen und Abbrennen des Waldes stellt für die Fauna eine einschneidende Veränderung der Lebensbedingungen dar. Schon im Zeitraum nach dem Fällen der Bäume bis zum Abbrennen kann man vereinzelt Litoraeaarten unter den Carabiden, Elateriden, Staphyliniden, Gelastocoriden und Orthopteren finden. Die epigäische Meso- und Makroarthropodenfauna wird durch das Abbrennen nicht vollständig vernichtet, sondern je nach Intensität des Abbrennens 30 - 80 %. In Resten der Streuschicht, die nur oberflächlich verbrannte, kann man noch Besiedlungsdichten bezogen auf das Volumen der Streu vorfinden, die fast so hoch sind wie vor dem Abbrennen.

Die hohe Sonneneinstrahlung auf die Bodenoberfläche bewirkt eine Flucht der Tiere, die sich häufig unter die verkohlten Baumstämme zurückziehen und teilweise auch überleben können, bis wieder durch nachwachsende Vegetation bessere mikroklimatische Bedingungen eingetreten sind. Es bleiben also inselartig verteilt Restpopulationen der Waldfauna erhalten, die entweder völlig aussterben können oder je nach Plantagenkultur und Anbauverfahren neue Habitate besiedeln.

Gleichzeitig setzen jedoch Fluchtwanderungen der Makrofauna ein, wie sie besonders bei Ameisen, Termiten und Staphyliniden beobachtet werden. Die Aktivität der Waldfauna ist ausgesprochen retrogressiv (HEYDEMANN 1962) und verringert sich rapide. Flugfähige Tiere wandern aus. Sie werden nach ein paar Wochen höchstens nur noch vereinzelt gefunden. Gleichzeitig wird diese Auswanderung vom Eindringen einer "Invasionsfauna" flugaktiver Arthropoden überlagert, von denen besonders die schon oben genannten Gruppen zu nennen sind. Die erste Phase ist also durch tiefgreifende Umlagerungen des Artenspektrums bei flugfähigen Arthropoden gekennzeichnet. Die Aktivitätsdynamik solcher Arthropoden zeigt Abb. 3, wobei bei Staphyliniden und Käferlarven in den ersten 2 - 3 Wochen eine hohe Fluchtaktivität festzustellen ist, die danach abnimmt und später wieder ansteigt, wenn eine Neubesiedlung beginnt oder, wie im Falle der Larven, junge Tiere aus den von den eingewanderten Litoraeaarten abgelegten Eier schlüpfen. Die Elateriden und Gelastocoriden sind im wesentlichen ursprüngliche Litoraeaarten und wandern sofort nach dem Abbrennen ein, ähnlich wie die Carabiden.

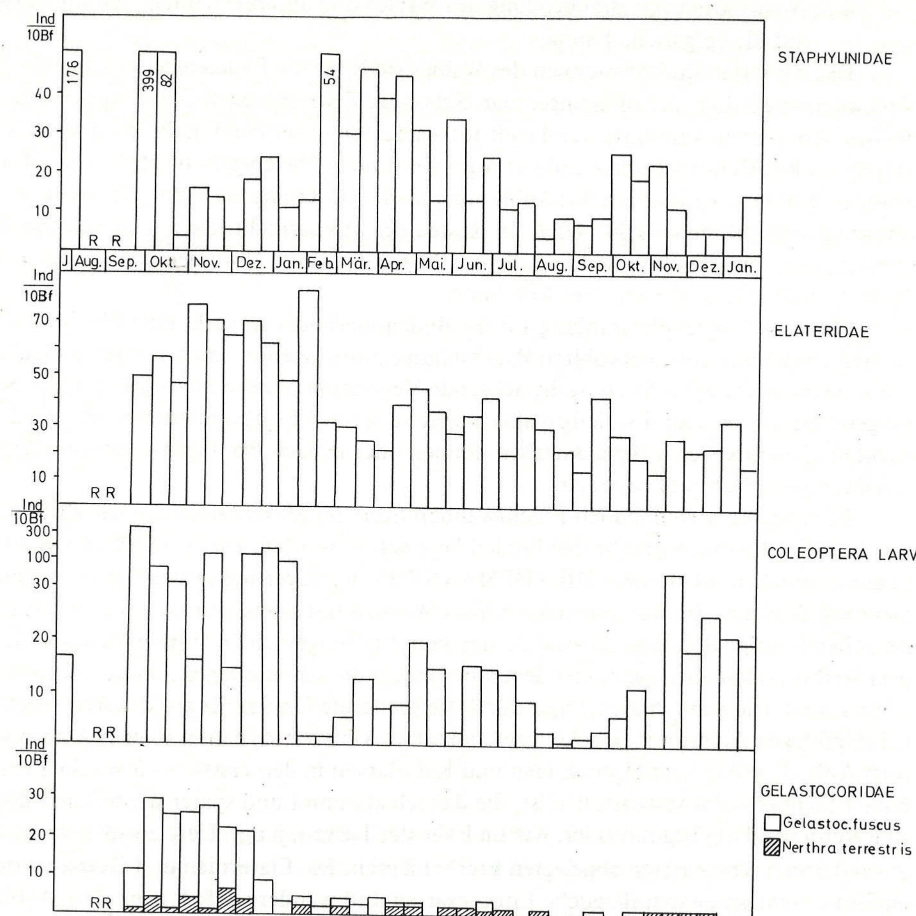


Abb. 3:
Aktivitätsdynamik flugfähiger Arthropoden und der Coleopterenlarven im Sukzessionsverlauf eines Maniokfeldes. R = während des Rodens wurden keine Fallen aufgestellt.

Die Carabiden verdeutlichen, welche Umlagerungsprozesse sich im Sukzessionsverlauf eines Maniokfeldes abspielen können (Abb. 4, 5). Zu Beginn der Besiedlung dominieren kleine Arten, deren Ursprungshabitate sich in den Uferwiesen, Trockenrißzonen und trockenen, sandigen Stellen der Flußufer befinden.

Die spätere Auswanderung dieser Arten und die Einwanderung nachfolgender wird im wesentlichen durch die zunehmende Beschattung der heranwachsenden Vegetation und durch die zunehmende Trockenheit während der Trockenzeit bedingt. Die regenarme Jahreszeit bewirkt die tiefgreifendsten Veränderungen des Artenspektrums und eine Abnahme der Gesamtartenzahl für diesen Zeitraum (HANAGARTH 1981).

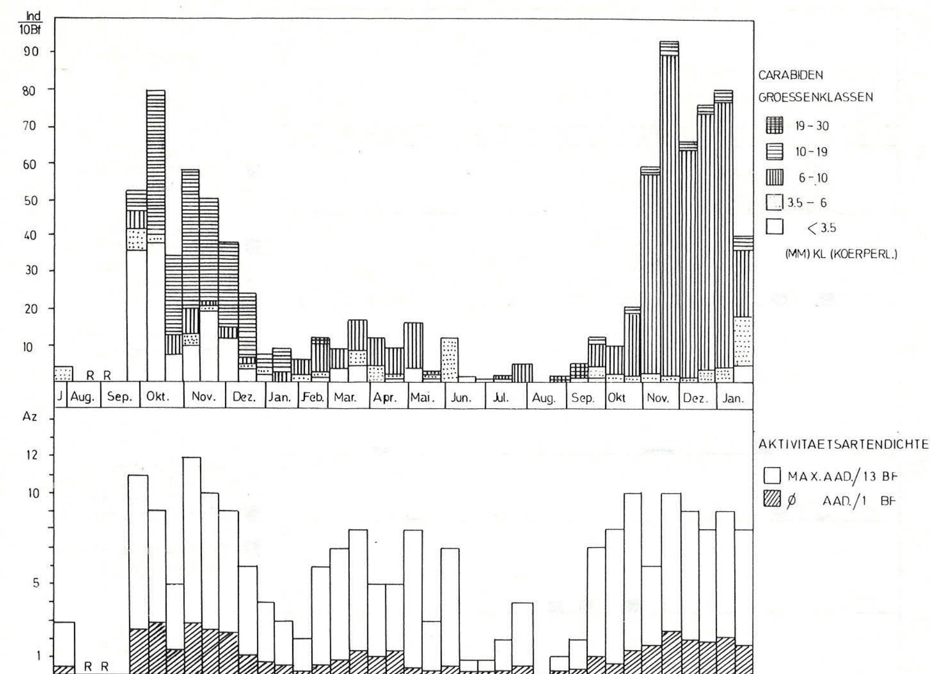


Abb. 4:
Aktivitätsindividuen- und Aktivitätsartendichte der Carabidenfauna im Sukzessionsverlauf eines Maniokfeldes.
max AAD/13 BF = maximale Aktivitätsartendichte je 13 Barberfallen.
Ø AAD/ 1 BF = durchschnittliche Aktivitätsartendichte je 1 Barberfalle.
R = während des Rodens wurden keine Fallen aufgestellt.

Der Sukzessionsverlauf flugunfähiger Makroarthropoden zeigt keine Umlagerung des Artenspektrums, sondern eine kontinuierliche Entwicklung der einzelnen Populationen und die Zunahme der Individuen- und Artenzahlen (Abb. 6).

Während wir bei den flugfähigen Arthropoden eine qualitativpermutative Sukzession (HEYDEMANN 1962) mit Umlagerung des Artenspektrums beobachten, stellt man bei den flugunfähigen eine progressive quantitative und qualitative Sukzession mit mehr oder weniger kontinuierlichem Anstieg der Arten- und Individuenzahlen fest. Das entspricht genau dem Sukzessionsverlauf in den Flußufermatorrales, wobei die Wiederausbreitung von Waldarten in späteren Sukzessionsstadien weitgehend als Dispersionssukzession zu verstehen ist.

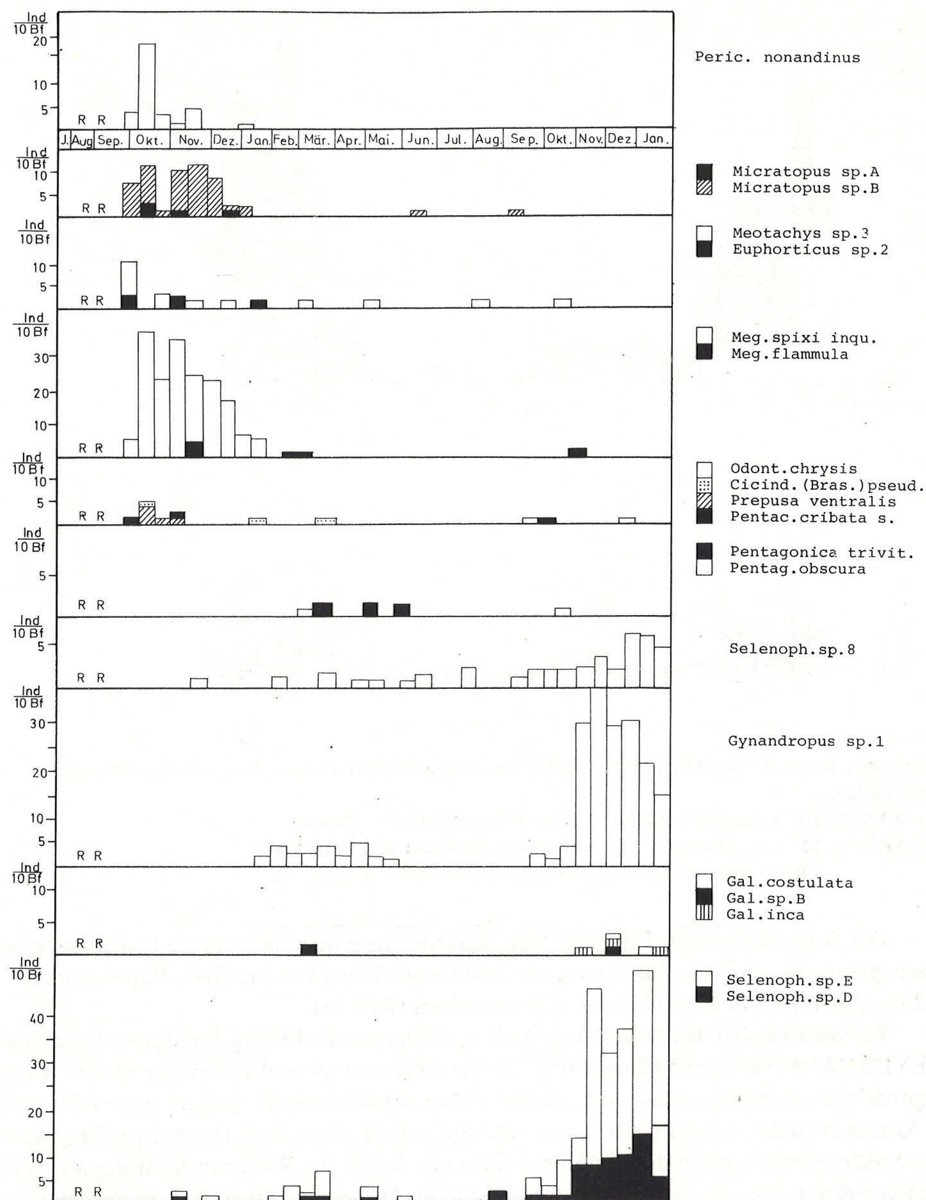


Abb. 5:
Aktivitätsdynamik einiger Carabidenarten im Sukzessionsverlauf eines Maniokfeldes.
R = während des Rodens wurden keine Fallen aufgestellt.

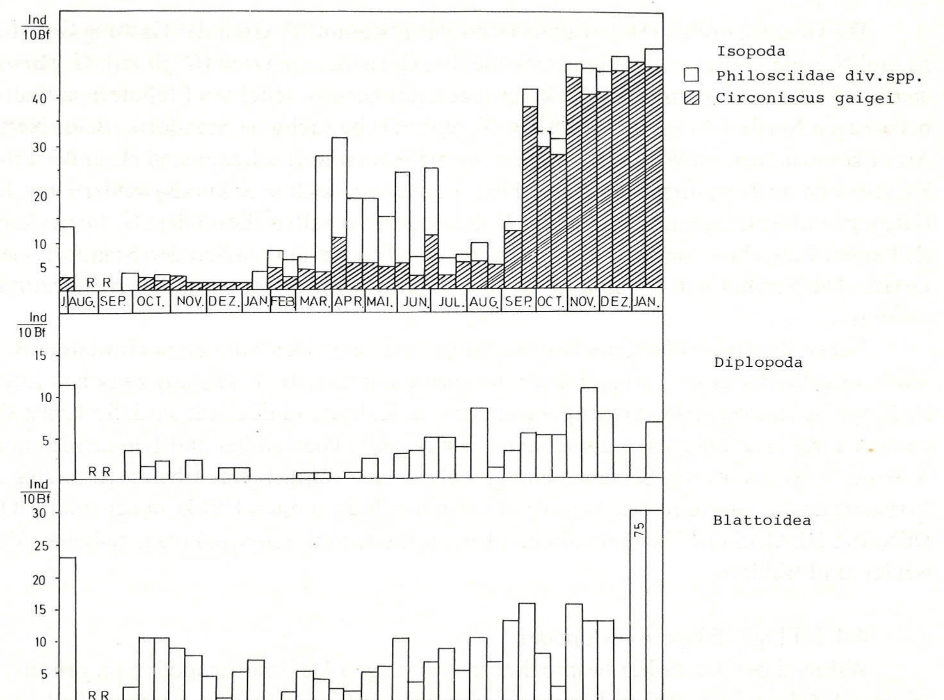


Abb. 6:
Aktivitätsdynamik flugunfähiger Arthropoden und der meist flügellosen Blattodeen.
R = während des Rodens wurden keine Fallen aufgestellt.

4.4. Kolonisationsverhalten anderer Arthropodengruppen

4.4.1. Flugfähige epigäische Makroarthropoden

Ähnlich wie die Carabiden zeigen Arten der Staphyliniden, Elateriden und Gelastocoriden aus der Litoraea eine größere Kolonisationsbereitschaft als Waldarten. Jedoch ist die markante Trennung der Artbestände zwischen Wald und Litoraea, bzw. Litoraea und Kulturland häufig nicht so ausgeprägt. So findet man einige Arten sowohl im Auwald als auch im Kulturland. Dagegen besteht kaum eine Artbeziehung zwischen Kulturland und den Terra-firme-Primärwäldern, sieht man von gerade abgebrannten Rodungen oder stark verbuschtem Kulturland ab. Die dominierenden Staphyliniden der Agrarflächen gehören zu den verbreiteten Litoraeaarten oder "general species". Zu ihnen zählen z. B. *Stenaesthetes imarginatus, Diochus nanus* und *Echiaster fumatus*. Auffallend sind die häufigen Aleocharinen.

Gegenüber den Staphyliniden und Carabiden sind die Elateriden eine artenarme Gruppe, deren Artbestände der Wälder sich von denen der Litoraea deutlich unterscheiden. Im Terra-firme-Wald ist diese Käferfamilie ausgesprochen artenarm und in der Streu durch die Gattung *Conoderus (Eschtz.) (= Monocrepidius)* vertreten. Am Flußufer fallen die sehr häufigen kleinen Arten *Rismethus fleutiaux* und *R ? squamarius* auf, die besonders auf sandigen Böden in großer Zahl vorkommen. Beide Arten sind in allen Agrargebieten häufig.

Die Gelastocoriden (Heteroptera) sind mit insgesamt 5 Arten der Gattung Gelastocoris und Nerthra vertreten. Während sich die drei Gelastocoris-Arten (*G. fuscus, G. flavus quadrimaculatus, G. peruensis*) direkt an vegetationsarmen, feuchten Flußufern aufhalten, bevorzugen Nerthra-Arten (*N. terrestris, N. raptoria*) bewachsene Standorte. Beide Nerthra-Arten können auch im Wald vorkommen, wo sie jedoch weit seltener sind als in der Litoraea. Sie scheinen im Terra-firme-Wald zu fehlen, kommen jedoch in Sekundärwäldern vor. Beide Gattungen unterscheiden sich in ihrem Kolonisationsverhalten. Besonders *G. fuscus* kann als Pionier bezeichnet werden, der in den späteren Sukzessionsstadien den Standort wieder verläßt. Die Nerthra-Arten wandern später ein. Im Kulturland ist besonders *N. terrestris* verbreitet.

Neben diesen hier behandelten flugfähigen Arthropoden können noch weitere Beispiele aufgeführt werden, anhand derer die engere faunistische Beziehung zwischen Litoraea als Ursprungsbiotop vieler Arthropodenarten und Kulturland deutlich wird. So lassen sich unter den Käferfamilien die Limnichiiden, Sphaeriden, Phalacriden und Lepiceriden nennen. Anhand des gesammelten Scarabäidenmaterials ist eine weitgehende Übereinstimmung der Artbestände der Ufer und des Agrarlandes ersichtlich. In diesem Fall kommen auch HOWDEN und NEALIS (1975) zu deutlichen Unterschieden im Artenspektrum zwischen Viehweiden und Wäldern.

4.4.2. Flugunfähige Arthropoden

Während bei den bisher besprochenen flugfähigen Makroarthropoden im ganzen eine größere Artidentität zwischen Litoraea und Kulturland ersichtlich ist, ergeben die Untersuchungen der Diplopoden- und Isopodenfauna eine größere Übereinstimmung zwischen Terra-firme-Wald und Kulturland. Beide Tiergruppen fehlen in den häufig überfluteten und erosionsgefährdeten Uferzonen der Flüsse. Unter den häufigen Isopoden des Kulturlandes treten besonders Vertreter der Gattung Andenoniscus und *Circoniscus gaigei* auf. Die erstere ist eine ursprüngliche Waldart der Terra firme, die zweite lebt verbreitet sowohl in den Matorrales, in den verschiedenen Kulturländern als auch im Innern des Terra-firme-Waldes. Philosciiden, die sowohl in den Flußufermatorrales als auch in Terra-firme-Feldern gefunden wurden, sind ausgesprochen selten.

Viele Diplopoden des Kulturlandes können als ursprüngliche Waldarten angesehen werden, was durch Vergleiche einiger Arten belegt werden konnte. Es kommen jedoch auch "general species" vor. Nach dem Stand der bisherigen Auswertung ist es schwierig, umfassende Angaben über die Herkunft und Zusammensetzung der Diplopoden- und Isopodenfauna zu machen. Jedoch fand auch VAN DER DRIFT (1963) im Agrarland von Surinam verschiedene Walddiplopoden aus folgenden Gattungen: Leptodesmus, Catharosoma, Cutervodesmus und Cladodeptus. Dagegen wurde *Nanostreptus armatus* im Flußmatorral und auf einer Viehweide gefangen. Bei diesen flugunfähigen Makroarthropoden spielt die Lage des Kulturlandes zur Faunenquelle eine ausschlaggebende Rolle.

4.5. Kolonisationsverhalten der Vögel als Beispiel bei Vertebraten

Vögel stellen eine Vertebratengruppe mit hoher Mobilität dar. Das Kolonisationsverhalten der Vogelfauna im Gebiet um Panguana und die Vogelarten des Kulturlandes zeigt Tabelle 3.

Tab. 3: Vorkommen und Verteilung der Vogelarten am Yuyapichis-Pachitea in den drei Lebensräumen.

Wald	Litoraea	Kulturl.	Artenzahl insges.	
114	26	20	160	Wald
	49	65	140	Litoraea
		4	130	Kulturland
		41	67	"general species"

Von den über 350 Vogelarten (bis 1974) wurden 335 ausgewertet. Bei 14 war eine Zuordnung zu einem Habitat nicht möglich. Auch bei den Vögeln haben die Matorralarten eine höhere Kolonisationsneigung als die Waldarten. TERBORGH und WESKE (1969) geben zwar für Waldarten höhere Werte an, wobei man jedoch berücksichtigen muß, daß einige Arten in die nahe am Waldrand gelegenen Felder kurzfristig einfliegen können, sich hier jedoch nur selten länger aufhalten*).

Eigentliche Matorralarten nehmen vor den "general species" die erste Stelle unter den Kulturfolgern ein. Im Gegensatz zu den Carabiden ist der prozentuale Anteil der "general species" am Gesamtartenbestand höher.

Die anthropogene Landschaft besitzt selbst nur 4 eigene Arten, die ursprünglich nicht im Untersuchungsgebiet vorkamen und heute nur auf die Kulturländer beschränkt sind, wie der seltene europäische Haussperling (*Passer domesticus*), der Rabengeier (*Coragyps atratus*), und der afrikanische Kuhreiher (*Bubulcus ibis*).

5. Diskussion

Die Naturlandschaft des amazonischen Pachitea-Gebietes läßt sich in 2 deutlich verschiedene Lebensräume gliedern, in die Waldbiotope und in die waldfreie Litoraea der Flußsysteme. Die Uferbiotope, strukturell und mikroklimatisch den Agrargebieten ähnlicher als die Wälder, stellen hierbei wesentliche Ursprungshabitate für viele Faunen- und Florenelemente der anthropogenen Landschaft dar. Diese Feststellung hat bis jetzt zumindest für das amazonische Andenvorland in Peru und Bolivien Gültigkeit unter Ausschluß der höheren Bergwaldregionen (HANAGARTH unveröff.).

Die Faktoren, die die Kolonisation von Arten bedingen, sind sehr vielfältig. Es lassen sich einige Merkmale herausheben, die für einzelne Tiergruppen unterschiedlich stark von Bedeutung sein können:

---

*) An dieser Stelle sei Herrn Prof. Dr. Koepcke (Hamburg) für die Überlassung seiner gesammelten Daten und für die Mithilfe bei der Auswertung gedankt.

1. Strukturmerkmale des Ökosystems oder einzelner Bestandteile der anthropogenen Landschaft. – So ließ sich bei Vögeln eine enge Beziehung zwischen ihrer Artenzahl in einem Pflanzenbestand und seiner Struktur, beziehungsweise der Vegetationshöhe feststellen. Strukturarmut in Relation zur Vegetationshöhe bedingt ein Artendefizit im Vergleich zu natürlichen Pflanzenbeständen (TERBORGH und WESKE 1969). Auch bei Parasitoiden von Schädlingen wurde die Bedeutung von Strukturmerkmalen deutlich (SCHNEIDER 1939).

2. Mikroklima. – Mikroklimatische Faktoren, wie Temperatur, Feuchtigkeit und Licht, sind z. T. wesentlich verbreitungsbestimmend bei Arthropoden. So ließ sich eine enge Korrelation zwischen Austrocknungsresistenz und Standortbedingungen bei Carabiden feststellen (HANAGARTH 1981).

3. Nahrungssubstrat. – Bei Tiergruppen wie Isopoden, Diplopoden und z. T. auch Staphyliniden als Saprophagen scheint die Substratbeschaffenehit für ihr Vorkommen teilweise bedeutender zu sein als Struktur und Mikroklima (vergl. TISCHLER 1958). Ähnliches trifft auch für phytophage Insekten, spezialisierte Räuber und Parasiten zu.

4. Lage des Kulturlandes zum Ursprungsbiotop. – Sie ist sehr bedeutend bei Vögeln (TERBORGH und WESKE 1969), flugunfähigen Arthropoden, Säugern und Reptilien. Kulturland kann kurzfristig auch von Waldtieren aufgesucht werden, die sich gewöhnlich nicht dort ansiedeln.

5. Verschiedene Vegetationsschichten eines natürlichen Ökosystems als Faunenquelle. – Es läßt sich feststellen, daß der Anteil großer Arten, solcher der obersten Kronenschicht der Wälder und kleiner Arten der bodennahen Vegetationsschicht der Matorrales unter den Kolonisatoren höher ist als aus anderen Straten natürlicher Lebensstätten (TERBORGH und WESKE 1969).

6. Bewegungs-(Aktivitäts)-Typ. – Dieser Faktor bestimmt die Immigrationsgeschwindigkeit einer Art oder Tiergruppe.

7. Verhaltensbiologische Faktoren. – Sie können maßgebend sein durch Abbau von Fluchtbarrieren gegenüber dem Menschen, Änderung der Aktivitätszeiten in Anpassung an biotische oder abiotische Faktoren (vergl. KRIEG 1933).

Der Anteil der zu einer Kolonisierung befähigten Arten variiert zwischen den einzelnen Tiergruppen. Er beträgt bei Carabiden rund 40 %, bei Vögeln 40 - 60 %, gemessen an der Gesamtfauna einer Region. "General species" nehmen bei den Laufkäfern nur 7 % ein, bei Vögeln sind es 20 %. Von dieser Gruppe sind bei den Carabiden nur 25 % Kolonisatoren, bei den Vögeln dagegen 60 - 90 %. Innerhalb des Kulturlandes hat diese Ökogruppe bei den erstgenannten einen Anteil von 3 - 5 %, bei den letzteren 26 - 30 %. Im Vergleich zu temperierten Regionen z. B. Mitteleuropa oder USA sind Arten mehrerer Tiergruppen weniger kolonisationsfähig (Carabiden: HANAGARTH 1981; Acari: STANTON 1979; Vögel: TERBORGH 1975).

Die Schaffung standortfremder anthropogener Lebensstätten auf der Terra firme wirkt sich sowohl auf die Artenzusammensetzung, ihre Struktur und Diversität als auch auf die Nahrungsketten aus, indem ursprüngliche biozönotische Konnices gestört oder verändert werden als Folge der Veränderung des abiotischen Konnex.

Charakteristisches Merkmal dieser anthropogenen Lebensstätten ist das bisherige Fehlen einer Coevolution der einzelnen Komponenten, wie man sie in natürlichen Biozönosen vorfindet. Hinzu kommt, daß diese Kulturlandbiotope nicht nur biozönotischen Gesetzmäßigkeiten unterliegen, sondern auch funktionalen, durch den Menschen bestimmte, die wiederum wesentlich ökonomischen Mechanismen folgen.

Die Kulturlandschaft setzt sich aus Sukzessionskomplexen zusammen und zeigt typische Merkmale eines Sukzessionsökosystems. Die Herkunft eines Teils der Agrarfauna aus der Litoraea ist wesentlich für das Verständnis der Populationsdynamik einzelner Arten. Die instabilen Lebensbedingungen der Litoraea fordern im wesentlichen "r-Strategen" (PIANKA 1970) mit hoher Reproduktionsrate, kurzer Entwicklungsdauer und hoher Mobilität, im Gegensatz zu Arten aus stabilen Klimax-Ökosystemen, wo sogenannte "K-Strategen" eher an inter- und intraspezifische Konkurrenz und Resistenz gegenüber Feinden (Parasiten, Räuber) angepaßt sind. Die Eigenschaften der "r-Strategen" sind zumindest in bestimmten Sukzessionsphasen eines Kulturlandes eine wichtige Ursache von Schädlingsgradationen.

Bei Arten, die zum Typ der "intermediären Strategen" innerhalb des r-K-Kontinuums gehören (PIANKA 1970; MAY 1976), kann es häufig zu Störungen der natürlichen Räuber-Parasiten-Wirt-Konnices kommen (vergl. SCHNEIDER 1939). Ein verändertes Mikroklima sowie Strukturarmut bewirken, daß sich nicht alle Räuber oder Parasiten einer Wirtsart (als potentieller Schädling) in einem Kulturbiotop ansiedeln können. Das gilt ebenso für Ersatzwirte von Parasiten. Es entstehen dann weniger komplexe Beziehungssysteme, deren einzelne Komponenten viel enger von einander abhängen als in natürlichen Ökosystemen. Die Folgen können die typischen Wirt-Parasit-Dynamiken sein (SCHWERDTFEGER 1968), bei denen dann die ökonomische Schadensschwelle überschritten wird. SCHNEIDER (1938) gibt hierfür ein gutes Beispiel mit dem Vergleich der Populationsdynamik einer schädlichen Schmetterlingsraupe in malayischen Gambirpflanzungen und in ihrem Ursprungshabitat, dem Kronendach des Regenwaldes.

Ein weiteres Problem der Kulturlandschaft ist die Nichtbesetzung oder ungenügende Besetzung potentieller Funktionsbereiche (potentieller ökologischer Nischen) durch Mangel an präadaptierten Arten der umgebenden natürlichen Ökosysteme einer Region. Die Folge kann dann die Invasion und Ansiedlung extraregionaler Arten sein, wie Beispiele an Diplopoden (VAN DER DRIFT 1963; HANAGARTH 1981) und an Vögeln zeigen. Sie werden zu "euzönen" Arten (TISCHLER 1958) der anthropogenen Lebensräume, passen sich gewöhnlich jedoch nicht in die ungestörten Biozönosen der Naturlandschaft ein.

Eine zukünftige vergleichende Ökologie von natürlichen und anthropogenen Ökosystemen wird sich im Amazonasgebiet vor allem mit der Bildung, Struktur und Dynamik der Agro- und Forstzönosen befassen müssen, sowie mit der Veränderung von Nahrungsketten und der Elastizität und Stabilität dieser Lebensgemeinschaften. Aus diesen Erkenntnissen heraus wird es möglich sein, stabilere und komplexere Agro-, Forst- und Agro-Forst-Ökosysteme zu gestalten und eventuell notwendige coevolutive Prozesse gezielt zu steuern oder zu beschleunigen.

6. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde die Auswirkung der Brandrodung von Primärwald auf die epigäische Arthropodenfauna, ihr Kolonisationsverhalten in amazonischen Agrarzonen sowie ihre Verbrei-

tung in den ursprünglichen Lebensstätten untersucht. Hierbei wurde davon ausgegangen, daß natürliche Überschwemmungsgebiete und Hochwälder einer Region die wichtigsten Ursprungshabitate der Agrarfauna sein können.

Das Kolonisationsverhalten der Carabiden wurde mit dem der Staphyliniden, Elateriden, Gelastocoriden, Isopoden, Diplopoden und der Vögel verglichen.

Waldfreie Überschwemmungsgebiete (Litoraea) erwiesen sich als die wichtigste Faunenquelle für Agrargebiete, aus denen die meisten Arten der genannten flugfähigen Arthropoden und Vögel der Agrarzonen stammen. Unter den flugunfähigen Makroarthropoden sind ursprüngliche Waldarten häufig.

Die Litoraea und das anthropogene Kulturland zeigen als Sukzessionsökosysteme untereinander eine größere strukturelle, dynamische und mikroklimatische Ähnlichkeit im Vergleich zum Primärwald. Strukturarmut und Mikroklima bedingen im wesentlichen ein Artendefizit in anthropogenen Ökosystemen, die eine Verarmung biozönotischer Konnices zur Folge haben.

7. Summary

In this paper, the effect of slash and burn of a primary forest on the epigeic fauna are studied as well as its behaviour of colonization in Amazonian agriculture zones and distribution in its original habitats. It is supposed that, natural inundation areas and forests of a region represent the original habitats of an agrarian fauna.

Strategies of colonization of the Carabidae were compared to those of Staphylinidae, Elateridae, Gelastocoridae, Isopoda, Diplopoda and Aves.

Inundation areas without forest (Litoraea) are found to be the most important faunal sources for the agrarian areas, with most of the flying arthropod species and birds originating from there. Numerous species of the non-flying macroarthropods originate from the forest.

Litoraea and anthropogenic cultivation areas as succesional ecosystems are more similar in structure, dynamics and microclimate when compared to the primary forest. In anthropogenic ecosystems, the principal cause of reduced species numbers is the lack of structural diversity and the microclimate. This results in a reduction of the biocenotic connex.

8. Resumen

Neste trabalho o efeito da queimada de uma floresta primáris à fauna epigéia está sendo estudado, assim como o comportamento de colonização em zonas agrícolas da Amazônia, e sua distribuição nos habitats originais. Supõe-se que áreas naturais de inundação, assim como, de floresta de terra firme representam os habitats originais de uma fauna agrícola.

A estratégia de colonização de Carabidae está sendo comparada com a de Staphylinidae, Elateridae, Gelastocoridae, Isopoda, Diplopoda e Aves.

Áreas de inundação sem floresta ("litoraea") representam a fonte mais importante da fauna para zonas agrícolas, com a maioria das espécies de artrópodos capazes de voar e aves originadas destas áreas. Numerosas espécies de macroartrópodos incapazes de voar originam-se das florestas.

A "litoraea" e a zona antropogênea de cultura são como ecossistemas sucessionais mais similares em estrutura, dinâmica e microclima, em comparação com a floresta primária. Em ecossistemas antropogenêneas, a causa principal para baixos números de espécies é a ausência de diversidade estrutural e o microclima, resultando numa redução da conexão biocenótica ("biocenotic connex").

9. Literatur

ADIS, J. (1979): Problems of Interpreting Arthropods Sampling with Pitfall traps.- Zool. Anz., Jena 202 (3/4): 177 - 184.

ADIS, J. und E. KRAMER (1975): Formaldehyd-Lösung attrahiert Carabus problematicus (Col.: Carabidae).- Ent. Germ. 2: 121 - 125.

BECK, L. (1963): Zur Ökologie und Taxionomie der neotropischen Bodentiere I. Zur Oribatidenfauna Perus.- Zool. Jb. Syst. Jena 90: 299 - 392.

BEYER, R. (1964): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Landisopoden in Mitteldeutschland.- Zool. Jb. Syst., Jena 91 (2): 341 - 402.

DRIFT, J. VAN DER (1963): A comparative study of the soil fauna in forests and cultivated land on sandy soils in Suriname.- Studies on the fauna fo Suriname and other Guayanas 6: 1 - 42.

ELLENBERG, H. (1973): Versuch einer Klassifikation der Ökosysteme nach funktionalen Gesichtspunkten.- In: Ökosystemforschung (Hrsg. H. Ellenberg). Springer-Verlag: pp. 280.

HANAGARTH, W. (1981): Vergleichend-ökologische Untersuchungen an epigäischen Arthropoden aus Naturbiotopen und Kulturland im tropischen Regenwald Perus.- Ein Beitrag zur Agrarökologie der Tropen.- Dissertation, Univ. Hamburg.

HEYDEMANN, B. (1962): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog an der Nordseeküste. II. Teil: Käfer (Coleoptera).- Abh. Math.-Naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz 11: 765 - 964.

HOWDEN, H. F. und V. G. NEALIS (1975): Effect of Clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous Scarab Beetles Fauna (Col.).- Biotropica 7 (2): 77 - 83.

HUECK, K. (1966): Die Wälder Südamerikas.- G. Fischer-Verlag, Stuttgart.

KRIEG, H. (1933): Kulturfolgende Tiere in Südamerika.- Zoogeographica: 602 - 608.

LASEBIKAN, B. A. (1975): The effect of clearing on the soil arthropods of a Nigerian rain forest.- Biotropica 7 (2): 84 - 89.

MAY, R. M. (1976): Theoretical Ecology. Principles and Applications.- Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 317.

MOUNTFORD, M. D. (1962): An index of similarity and its application to a classifactory problem.- "Progress in soil zoology" (ed. Murphy, P. W.): 48 - 50.

PIANKA, E. R. (1970): On r- and K-selection.- Am. Nat. 104: 592 - 597.

REINKE, G. (1962): Das Klima Amazoniens.- Dissertation, Univ. Tübingen.

SCHNEIDER, H. (1939): Ein Vergleich von Urwald und Monokultur in Bezug auf ihre Gefährdung durch monophage Insekten auf Grund einiger Beobachtungen an der Ostküste von Sumatra.- Schweiz. Ztschr. f. Forstwesen 90: 41 - 55, 82 - 89.

SCHWERDTFEGER, F. (1963): Ökologie der Tiere. II. Demökologie.- Parey-Verlag Hamburg: pp. 448.

SKUHRAVY, V. (1970): Zur Anlockfähigkeit von Formol für Carabiden in den Bodenfallen.- Beitr. Ent. 20: 371 - 374.

STANTON, N. L. (1979): Patterns of species diversity in temperate and tropical litter mites.- Ecol. 60 (2): 295 - 304.

STRICKLAND, A. H. (1945): A survey of the arthropod soil and litter fauna of some forest reserves and cacao estates in Trinidad, British West Indies.- J. Anim. Ecol. 14: 1 - 11.

TERBORGH, J. und J. S. WESKE (1969): Colonization of secondary habitats by peruvian birds.- Ecol. 50: 765 - 782.

TERBORGH, J. (1975): Faunal equilibria on the design of wildlife preserves.- In: Tropical Ecological Systems. Trends in terrestrial and aquatic research. Chap. 24 (ed. F. B. Golley & E. Medina). Springer-Verlag New York.

TISCHLER, W. (1955): Synökologie der Landtiere.- G. Fischer-Verlag Stuttgart.

TISCHLER, W. (1958): Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. (Ein Beitrag zur Ökologie der Kulturlandschaft).- Ztschr. Morph. Ökol. Tiere 4: 54 - 114.

WINTER, C. (1963): Zur Ökologie und Taxionomie der neotropischen Bodentiere II. Zur Collembolen-Fauna Perus.- Zool. Jb. Syst., Jena 90: 393 - 520.

Anschrift des Autors:

Dr. Werner Hanagarth
Instituto de Ecología
Casilla 20127

La Paz/Bolivien

Zum Druck angenommen im November 1982